

33 + 93 : 16

Stamboeknr:

PROEFSTATION VOOR TUINBOUW ONDER GLAS.

Rand bij sla.
(Literatuuronderzoek 1981).

Ellen Mook
Studente L.H. Wageningen.

Naaldwijk, januari 1982.

Intern verslagnr. 5.

2243062

<u>Inhoudsopgave.</u>	<u>Pagina:</u>
1. Inleiding.	1
1.2. Oorzaken en aanleidingen tot het optreden van gewoon rand.	2
2. Factoren die het optreden van rand beïnvloeden.	2
2.1. Calciumgehalte.	2
2.1.1. Functie en voorkomen in de plant	2
2.1.2. Opname en transport van calcium in de plant	3
2.1.3. Calcium transport onder invloed van transpiratie en worteldruk.	4
2.2. Randgevoeligheid en wortelgroei en -verdeling.	6
2.3. Bemesting en toediening van zouten en hun invloed op rand.	6
2.3.1. Bemesting en rand.	6
2.3.2. Invloed van toenemende zoutconcentratie op het optreden van rand.	7
2.4. Rand en lichtintensiteit.	8
2.5. Rand en relatieve groeisnelheid.	8
3. Fysiologie van de randafwijking.	9
3.1. Ca-immobilisatie.	9
3.2. Rand en stikstofhuishouding.	9
3.3. Rand en groeiregulatoren.	10
Samenvatting.	11
Literatuurlijst.	12

RAND BIJ SLA, LITERATUURONDERZOEK.

1. Inleiding.

1. Symptomen.

Rand is een fysiogene afwijking die zijn parallellen kent in tal van gewassen. Over rand spreekt men bij sla, aardbei (blad), kool en andijvie, neusröt bij paprika en tomaat, stip in appels en zwarthart in selderij. Rand is een ziekte die zich aan de rand van het bladweefsel openbaart. Er vormen zich necrotische plekken, later kunnen die overgaan tot rotting.

Van rand zijn 4 vormen te onderscheiden, ze hebben verschillende symptomen en komen onder verschillende omstandigheden voor.

Het zijn: 1) Droogrand (edgeburn, dry tipburn)

2) Gewoon rand (normal tipburn)

3) Nerfrand (veinal tipburn)

4) Stippelrand (latex tipburn)

1. Droogrand komt voor in gewassen die bijna volgroeid zijn, als de transpiratie via het blad groter is dan de wateropname door de wortels. De eerste symptomen zijn het omkrullen van het blad doordat de groei stopt. Vervolgens vertonen de buitenste bladeren bruine lesies of randen langs de bladrand. Droogrand komt voornamelijk voor in herfst en winterteelten bij verwarming. Vooral als de pijpen dicht bij de grond liggen kan het optreden van droogrand bevorderd worden. Droogrand kan tegengegaan worden door de wateropname te stimuleren en door het remmen van de transpiratie.
2. Gewoon rand wordt vooral op de bladeren in de krop gevonden. De eerste symptomen zijn kleine transparante lesies aan de rand van het blad, ook worden de randen glazig en later bruin. Gewassen die bij een hoge nachttemperatuur geteeld worden zijn gevoelig voor gewoon rand. Preventieve maatregelen zijn:
 - een stevig gewas telen
 - extra beregenen
 - schermen bij veel zonlicht (sterke transpiratie)
 - te hoge temperaturen voorkomen
3. Nerfrand komt vooral voor in late herfst en winterteelten. De transpiratie is onvoldoende en de luchtvochtigheid in de krop wordt te hoog. De eerste symptomen van nerfrand zijn het afsterven van de top van het jonge blad. Dit verschijnsel breidt zich uit via de vaten. Tenslotte wordt het bladweefsel necrotisch, tegelijkertijd treedt glazigheid op, de intercellulaire holten vullen zich met water in plaats van met lucht. Nerfrand kan tegen gegaan worden door het stimuleren van de verdamping.
4. Stippelrand, symptomen hiervan zijn bruine vlekjes op het in de krop ingesloten blad. Het eerste stadium is het uitscheiden van latexdruppels nabij de rand van jonge bladeren, vooral aan de onderkant. Deze latex oxideert en wordt bruin, later worden dat verzonken lesies die tot rotting kunnen overgaan. Stippelrand is verbonden met de overgang van het vegetatieve naar het generatieve stadium. Stippelrand kan verminderd worden door het tegengaan van hoge luchtvochtigheid en temperatuur vlak voor de oogst, rijping. De hoge temperatuur werkt tweeledig, ze bevordert de latexafscheiding en de generatieve ontwikkeling van de plant. (13, 8). Door de auteurs 15 en 16 is uitvoerig onderzoek gedaan naar het optreden van stippelrand. Zij geven een gedetailleerde beschrijving van het breken van de melksapvaten en het uitscheiden van melksap, latex.

In dit onderzoek zal het optreden van gewoon rand behandeld worden.

1.2. Oorzaken en aanleidingen tot het optreden van gewoon rand.

Rand lijkt sterk op de symptomen die bij calciumgebrek horen. Door vele onderzoekers wordt een plaatselijk calciumtekort aangegeven als een mogelijke oorzaak voor het optreden van rand (3, 10, 1, 7, 17).

Vooraf in weinig transpirerende delen van een plant (binnenblad van kool, sla, aardappels, bloemkool) kan calciumtekort ontstaan. Het calciumgehalte in de plant wordt door omgevingsfactoren, in het bijzonder klimaatsfactoren bepaald. Algemeen zijn het die factoren welke de groei stimuleren die het optreden van rand bevorderen. De calciumaanvoer naar de groeiende delen met de transpiratiestroom is dan onvoldoende. Ook de bemestings- en de zouttoestand van de bodem is van belang voor de calciumvoeding. Gezien het belang van calcium bij het optreden van rand zal eerst de functie, opname en het transport van calcium in de plant besproken worden. Later zal het verband tussen calciumgehalte in de plant, rand en omgevingsfactoren aan bod komen.

2. Factoren die het optreden van rand beïnvloeden.

2.1. Calciumgehalte.

2.1.1. Functie en voorkomen in de plant.

In de plant komt calcium voor:

- 1^e als calciumpectinaat in middenlamel van de celwand.
- 2^e opgelost in het perssap.
- 3^e adsorptief gebonden aan de celkolloïden.
- 4^e in neerslagen (Ca-oxalaat; -carbonaat; - fosfaat; - sulfaat)
- 5^e in verschillende verbindingen (α -amylase; phytine)
(collegedictaat bodemvruchtbaarheid)

Bangerth (2) bespreekt de functie van calcium, vooral met het oog op afwijkingen die optreden bij calciumtekort. Calcium heeft effect op:

- membranen
- enzymen
- celwanden
- fytohormoonreacties

Membranen worden door calcium gestabiliseerd, hiermee houdt verband:

- het proces van selektieve ionenopname
- "lekken" van de cel

Calcium werkt in op de membranen in continue interactie met andere ionen. Sommige kationen kunnen calcium van het membraan verdringen waardoor de permeabiliteit sterk afneemt. Meestal is alleen de concentratie van Mg^{2+} , K^+ of H^+ hoog genoeg om deze antagonistische werking op Ca^{2+} te kunnen uitoefenen. Alleen mangaan en selenium kunnen calcium verdringen zonder dat de membranen te erg gaan lekken en de stevigheid verloren gaat. Hiermee houdt verband dat onder zoute omstandigheden de calciumbehoefte groter is. De noodzaak tot ionenselektiviteit is dan groot en daarmee samenhangend is de calciumbehoefte ook groot.

Ook kan calcium magnesium inaktiveren en de schadelijke werking van andere ionen te niet doen.

Calcium wordt specifiek aan 70 verschillende proteïnen gebonden.

Wat dit voor fysiologische betekenis heeft is nog onduidelijk.

Het belangrijkste zijn waarschijnlijk de membraan gebonden enzymen die het ionentransport door de membraan beïnvloeden.

In de celwand is calcium van belang voor de structuur. Het bevindt zich in de middenlamel waar het door middel van "cross-linking" pektinen verbindt. Bij calciumtekort is ook wel gevonden dat het weefsel scheurt of uiteenvalt terwijl de middenlamel in tact blijft.

De auteurs 1 vinden dat calcium een essentieel element van pektineachtige verbindingen in de plant is. Calcium tekort veroorzaakt gebrek aan cohesie tussen cellen, speciaal in snelgroeiend weefsel.

De auteurs 1 en 14 vinden dat de beschikbaarheid van het relatief immobiele calcium essentieel is voor zich ontwikkelend weefsel.

Een tekort in deze tijd kan bijvoorbeeld rand tot gevolg hebben.

Door 14 is ook in literatuuronderzoek gevonden dat als bij de aanleg van melksapvaten onvoldoende calcium beschikbaar is die vaten dan onder invloed van grote druk makkelijker breken, er ontstaat dan stippelrand.

2.1.2. Opname en transport van calcium in de plant.

Bij plantevoeding en bemesting is calcium vaak het kritieke element omdat:

1^e de oplosbaarheid en activiteit van calcium in de bodem relatief lager is dan van andere ionen.

2^e Calcium niet makkelijk van oud naar jong blad getransporteerd wordt en het jonge weefsel direkt afhankelijk is van het calcium aanbod via het xyleem op het moment dat het gevormd wordt, 18.

Op punt 2 zal nu verder ingegaan worden.

Calciumopname.

Volgens 2 leveren de meeste gronden voldoende calcium (3,4 - 14 mM/l bodemoplossing; 0,1 - 1 mM aan de worteloppervlakte; voor de glastuinbouw is dat echter onvoldoende). De opname is afhankelijk van transpiratie en wortelgroei. Calcium wordt bij voorkeur in het xyleem getransporteerd. In de nog niet vertakte wortel vindt het calciumtransport apoplastisch plaats, het passeert dan nog niet de bandjes van Caspari in de endodermis. De calciumopname lijkt dan ook meer afhankelijk van de wortelgroei dan van het wortelvolume, zie ook 2.2. De calciumopname vindt waarschijnlijk passief plaats. Interakties met andere ionen (niet specifieke kationencompetitie = kationenantagonisme) beïnvloeden de calciumopname.

Voorals K^+ , Mg^{2+} en NH_4^+ kunnen afhankelijk van hun concentratie in de bodemoplossing de calciumopname onderdrukken. Door NO_3^- en PO_4^{3-} kan de calciumopname gestimuleerd worden (synergisme).

Van de hormonen zijn vooral abscisinezuur en cytokinine van belang voor opname en redistributie van calcium. Abscicine vermindert de waterstand van de wortel terwijl cytokinine ze doet toenemen. De totale calciumflux wordt hierdoor echter in vergelijking met die voor K^+ maar weinig beïnvloed. Mogelijkheden om de calciumopname te regelen zijn: beïnvloeden van de wortelgroei, aanvoer van assimilaten naar de wortels en hormonen.(2).

Calciumtransport.

Vindt voornamelijk plaats door xyleem, een gering deel wordt via het floëem getransporteerd. Ook een klein beetje calcium in het floëem is uitermate belangrijk voor de calciumvoorziening van weinig transpirerende organen. Bewijs voor calciumtransport door het xyleem is dat na ringen boven de ring geen calciumophoping plaats vindt.

Volgens sommige onderzoekers, naar 2 kan de voeding de calciumconcentratie in het floëem beïnvloeden.

Calciumtransport in het xyleem vindt niet plaats met de "mass-flow" (massastroming) maar door uitwisseling met negatief geladen plekken in het xyleem (pektinen, ligninen), 2 en 9. Om calcium van deze plaatsen te desorberen moet de xyleemstroom voldoende calcium of magnesium bevatten. Bij aanwezigheid van chelaten, appel- of citroenzuren kunnen calciumionen gecomplexeerd worden tot een neutraal of zelfs negatief geladen complex. Dit bevordert het calciumtransport, deze complexen kunnen niet in het xyleem geadsorbeerd worden. 50% van het calcium in het xyleem kan zich in gechelateerde vorm bevinden. Niet zeker is of dit calcium later nog ter beschikking komt. Veel cultuurplanten kennen een calciumtekortafwijking in weinig transpirerende organen. Watertekort of een onregelmatige watervoorziening resulteert in een verminderd calciumtransport naar deze organen en toename van de bij calciumtekort horende afwijkingen als stip, appel en rand bij kool. Verschillende onderzoekers, naar 17 hebben aangetoond dat er een verband bestaat tussen het calciumgehalte van weinig transpirerende organen en de klimaatsafhankelijke waterpotentiaal van de plant.

De auteurs 2 en 17: tussen water en calcium influx in bepaalde organen bestaat geen evenredig verband. Toch is water één van de beslissende factoren voor de calciumverdeling in bovengrondse plantedelen.

Bij een voldoende grote calcium- of magnesiumconcentratie in het xyleem wordt het verband tussen calciumgehalte en transpiratie beter.

9. Voor een verband tussen calciumgehalte en transpiratie pleit ook het al eerder genoemde verschijnsel dat calciumtekort altijd optreedt in weinig transpirerende organen.

Bij stoppen van de watergift neemt de verhouding $(Mg + K)/Ca$ sterk toe. Stoppen van de wateraanvoer heeft weinig effect op de Mg-influx en geen effect op de K-influx. Bij toename van de dagelijkse transpiratieamplitude (droge dagen en nachten met een lage evaporatie) en goede aanvoer van water naar de wortels neemt het calciumaanbod aan zwak transpirerend blad en opslagorganen toe.

Hieruit komt naar voren dat water en de verschillende waterpotentialen in de plant de meeste kritieke factoren zijn voor de calciumverdeling in de plant. Vaak is dat de werkelijke oorzaak voor het effect dat andere factoren (licht, temperatuur) op de calciumverdeling hebben. In de volgende paragraaf zal de invloed van transpiratie en worteldruk op de calciumverdeling besproken worden.

2.1.3. Calciumtransport onder invloed van transpiratie en worteldruk.

Voor het calciumtransport in de plant zijn van belang:

--- transpiratie

--- worteldruk

De transpiratie wordt door de luchtvochtigheid beïnvloed. Veel onderzoekers hebben gevonden dat een hoge luchtvochtigheid het randen van

sla bevordert, 3 en 15, literatuuroverzicht 6. Bij een hoge luchtvochtigheid is de transpiratie gering. Het gevolg is dat er minder calciumhoudend xyleemsap in het blad terecht komt, het calciumgehalte in het blad wordt te laag. Dat kan leiden tot rand of vergelijkbare afwijkingen. Andere onderzoekers suggereren dat de worteldruk voldoende is voor het calciumtransport naar de ingesloten bladeren, 3 en 17. De worteldrukstroom wordt bevorderd door hoge luchtvochtigheid in de donkere periode. Op aardbeiblad verschijnen de randsymptomen met of kort na het tevoorschijn komen van het blad. Het lijkt mogelijk dat vlak voor het tevoorschijn komen van het blad calciumtekort optreedt. Als dat zo is, is het goed mogelijk dat de worteldruk belangrijk is voor met calciumtekort gerelateerde afwijkingen bij aardbei, 3. Dit wordt bevestigd in bij aardbei gedaan onderzoek. Voor de calciumvoorziening van het opengevouwen blad is de transpiratiestroom van belang. Als vóór het uitkomen van het blad calciumtekort is opgetreden is ook de aanvoer van Ca met de toegenomen transpiratiestroom bij droogte niet voldoende om het eerder opgetreden tekort te compenseren. Mogelijk omdat de schade dan al aangericht is. Het jonge meristematische weefsel is erg gevoelig voor calciumtekort.

Voor sla zal de aanvoer van calcium met de worteldruk relatief belangrijker zijn dan bij aardbeiblad. Vooral als de kropvorming heeft plaatsgevonden zal het jongste slablad weinig kunnen transpireren. De auteurs 5 tonen aan dat in sla de calciumconcentratie in de bladrand toeneemt bij een toename van de waterpotentiaal van - 0,5 tot - 0,21 bar. De calciumconcentratie neemt dan toe van 1 - 2 mg/g droge stof. Dit voorkomt niet het optreden van rand, wel wordt het 3 dagen vertraagd. Deze auteurs vinden ook dat het optreden van rand sterk gecorreleerd is met de evaporatie in de laatste 7 dagen voor de oogst. Ook vinden ze dat er geen correlatie is tussen het calciumgehalte in de rand van het blad, de worteldruk en het optreden van rand. De worteldrukstroom is maximaal bij lage evaporatie 's nachts (hoge luchtvochtigheid) en hoge waterpotentiaal.

Voor kool is door 17 gevonden dat 's nachts de massa van de koolkrop toeneemt ten gevolge van de wateropname, worteldruk. Overdag neemt de droge stofhoeveelheid in de krop toe. De totale massa van de krop neemt af als gevolg van watertransport van het binnenblad naar het transpirerende buitenblad. In het buitenblad wordt radioactief gemerkte calcium pas gevonden als de transpiratie op gang is gekomen. Terwijl in het binnen blad de gelabelde calcium gevonden wordt voordat de transpiratie op gang is gekomen.

In de krop vindt alleen waterverplaatsing via het xyleem plaats als gevolg van volumetoename door groei of door de toegenomen waterpotentiaal in de plant. Daar de waterpotentiaal toeneemt bij lage transpiratie wordt calcium voornamelijk gedurende de nacht getransporteerd. De calciumverdeling in het blad van witte kool is zeer ongelijk.

In het vrije buitenblad is het meer dan 7% van de droge stof. Aan de rand van het binnenblad, in de krop is het slechts 0,3%. In het transpirerend buitenblad bevindt zich meer calcium aan de bladrand dan bij de vaten, in het binnenblad is dat precies omgekeerd.

Voor sla verwacht ik een verdeling analoog aan die van witte kool. De auteurs 1 vinden dat het calciumgehalte in de bladrand van sla laag is ten opzichte van de rest van het blad en de bladnerf. Het verschil is groter dan dat bij andere elementen. Deze analyses hadden betrekking op de gehele krop en niet op binnen en buitenblad apart.

De auteurs 7 bevestigen dat de worteldruk belangrijk is voor de calcium-aanvoer naar het binnenste blad van de slakrop. Zij legden een proef aan waarin 7 dagen voor de oogst 's-nachts mist werd toegepast. Tijdens de teelt werd gezorgd voor een goede watervoorziening met druppelbevloeiing. De mistbehandeling reduceerde het percentage krop-pen met rand van 80% in de contrôle tot 46% in de behandeling.

2.2. Randgevoeligheid en wortelgroei en -verdeling.

Onder de vele factoren die de calciumopname bepalen nemen wortelgroei en wortelverdeling een belangrijke plaats in. De auteurs 7 tonen aan dat 20% van de wortelgroei van 2 slarassen, een randgevoelig en een randongevoelig ras plaats vindt in de laatste 14 dagen voor rijping. In dezelfde periode accumuleren de bovengrondse delen 50 - 80% van hun totaal versgewicht. Calcium wordt slechts uit de relatief jonge wortels naar de bovengrondse delen getransporteerd. Het is mogelijk dat het kleine aantal jonge wortels beperkend is voor de calciumaanvoer tijdens de kropvorming. Dat stemt overeen met de waarneming dat sla tijdens de kropvorming erg gevoelig is voor het optreden van rand of calciumtekort. Het voor rand niet gevoelige ras had een grotere concentratie wortels. De groeipatronen van de wortels waren voor beide rassen gelijk.

2.3. Bemesting en toediening van zouten en hun invloed op rand.

Behalve de vochtvoorziening hebben ook bemesting en de zouttoestand de nodige aandacht gehad van onderzoekers die zich met rand in sla bezig houden.

2.3.1. Bemesting en rand.

Leh (10) onderzocht het verband tussen bladnekrose (rand) in sla en bemesting in een buitenteelt met regelmatige beregening. Hij vindt dat bij de hoogste mestgiften meer rand optreedt. Rand neemt toe van 0 - 1,6% bij 100 kg N/ha tot 64 - 69% bij 300 kg N/ha. Het calciumgehalte in de plant neemt af. Dit bevestigt het vermoeden dat er calciumtekort in het spel is. De meststoffen werden in de vorm van mengmest in verschillende soorten toegediend. Behalve het N-niveau verandert dan ook het K_2O - en het P_2O_5 -niveau.

In de planten neemt het N- en het K_2O -gehalte toe. Ook de toegenomen kaliumgift bij het hoge stikstofniveau kan calciumgebrek geïnduceerd hebben. En wel als de calciumopname door de aanwezigheid van kalium verhinderd wordt. Bij toediening van stikstof is ook de vorm van belang, NO_3^- of NH_4^+ van belang. Ammoniumvoeding werkt rand bevorderend door concurrentie bij de opname. De auteurs 1 vinden dat in slaplantten uit een commerciële teelt het calcium, mangaan, magnesium en het boriumgehalte van de planten met rand lager is dan van de planten zonder rand uit dezelfde teelt. Ook 10 vond een lager magnesium- en mangaangehalte in de planten met rand. Door 1 en 10 is gevonden dat het totaal stikstofgehalte en in het bijzonder dat van de vrije aminozuren in de planten met rand hoger is. De auteurs 1 vinden ook dat magnesium het optreden van rand verergert. Als het magnesiumgehalte in een calciumdeficiënt voedingsmedium toeneemt bij gelijk NO_3^- gehalte vertonen de calciumdeficiënte het eerst randsymptomen. Ook in deze proef hebben de door rand aangetaste planten een hoger N, NO_3^- en vrij aminozuurgehalte. Zij vinden ook dat magnesium met calcium concurreert bij de opname. Bij aanwezigheid van magnesium

neemt het calciumgehalte in de plant af wat necrose (rand) tot gevolg heeft. Als het calciumgehalte toeneemt onder omstandigheden met een hoge lichtintensiteit neemt het natriumgehalte af. Ook hier is het totaal N-gehalte in de planten met rand hoger dan in de planten zonder rand. Het negatieve verband tussen de calcium en de natriumopname suggereert een beperking van de Na- en de N-opname door Ca. Omdat hoog calcium vergeleken met laag calcium in de voedingsoplossing resulteert in minder accumulatie van totaal N en vrije aminozuren, bij hoge en lage N-gift wordt er gesuggereerd dat calcium direct de stikstofopname doet afnemen. Dit kan de vermindering van het optreden van rand verklaren bij het toevoegen van calcium.

Ook de relaties met K, Mg en Cl zijn zo te verklaren. zie ook 3.2., De auteurs 4 onderzoeken of de necrosen ten gevolge van calciumtekort bij sla (rand) witte kool (pepper spot) en aardappel (internal rust spot) beïnvloed worden door pH gereguleerde veranderingen in de bodemoplossing of door overmaat kalium.

Een randgevoelig sla ras (Avoncrisp) had meer rand dan een rand ongevoelig ras (Great Lakes), een grotere relatieve groeisnelheid (RGR) en een lager calciumgehalte in de voor rand gevoelige bladeren.

Bij toedienen van meer kalium 0, 600 en 1200 kg K/ha, als K_2SO_4 wordt het optreden van rand minder. De calciumconcentratie bij Great Lakes neemt toe, bij Avoncrisp blijft ze gelijk. In de bodemoplossing wordt de calciumconcentratie 3x zo groot. Er blijkt geen verschil in calciumgehalte in de bladrand met en zonder rand in dezelfde plant en tussen planten uit dezelfde behandeling te zijn.

2.3.2. Invloed van toenemende zoutconcentratie op het optreden van rand.

Volgens de auteurs 3 kan de worteldruk alleen voldoende calcium aanvoeren als de osmotische potentiaal van de voedingsoplossing laag is. Bij ongunstige omstandigheden van droge nachten en vochtige dagen trad snel rand op bij alle 3 de zoutconcentraties.

Bij toenemen van de zoutconcentratie in gietwater en bodem vinden de auteurs 12 een toenemen van fysiogene afwijkingen als neusrot (tomaat), rand (sla, aardbei, 3). Bij een lagere opbrengst is dit in tegenspraak met de bewering dat rand voorkomt onder omstandigheden van sterke groei, 1, 7 en 14.

Bij overmaat totaal zouten ontstaat een calciumtekort in de plant.

De oorzaak kan zijn:

- osmotisch, door het afnemen van de bodempotentiaal bij toedienen van zouten neemt de beschikbaarheid van water af (3), de worteldruk is dan niet voldoende om calcium aan te voeren. Deze theorie is verlaten nadat 19 de theorie van de osmotische aanpassing "osmotic adjustment" naar voren bracht.
- ioneneffecten, bij vergrote ionenopname is meer calcium nodig om toxische effecten van de hoge ionenconcentratie tegen te gaan.

Ioneneffecten.

In een proef met verschillende zouten in 2 concentraties door 12 worden de toegediende zouten duidelijk in het gewas gereflecteerd. De toegepaste zouten waren; NaCl, KCl, $CaCl_2$, $MgCl_2$, $NaNO_3$, NaCl, Na_2SO_4 en $NaHCO_3$ in concentraties van 12,5 mM/l of $8\frac{1}{3}$ mM/l en 25 mM/l of $16\frac{2}{3}$ mM/l voor binaire respectievelijk tertiaire zouten.

Het voorkomen van rand vertoonde grote variaties met de verschillende zouten. De toepassing van $CaCl_2$ was effectief in het voorkomen van rand ten opzichte van de contrôle.²

De toediening van NaHCO_3 resulteert in het sterkste optreden van rand. Opmerkelijk is dat KCl rand niet verergert ten opzichte van de controle. Uit deze proef komt niet een hoger totaal-N-gehalte naar voren in het gewas zoals door 1 en 10 gevonden werd voor planten met rand. Ook is niet gebleken dat de grote stikstofgift (NaNO_3) rand bevorderde zoals door 1 en 10 gevonden werd als ze meer N toedienden. Na een aanvankelijke toename van rand bij toenemende zoutconcentratie neemt bij zeer hoge zoutconcentraties het optreden van rand weer af, 11.

Als oorzaak voor het afnemen van rand bij hogere zoutconcentraties wordt genoemd dat de groeisnelheid dan sterk afneemt, waardoor de calciumvoorziening dan niet meer in de knel komt.

In de herfstteelt werd een kwadratisch verband gevonden voor het optreden van rand en het Cl^- -gehalte in de bodemoplossing. Voor de voorjaarsteelten een lineair verband. Hieruit komt het verschil in groeisnelheid naar voren. In de herfst is het een welig snelgroeiend gewas waarin makkelijk rand voorkomt, zie ook 2.6.

2.4. Rand en lichtintensiteit.

Onder de factoren die het ontstaan van rand kunnen beïnvloeden is ook de lichtintensiteit. In een proef met een hoge en een lage lichtintensiteit (wel of niet beschaduwen in een buitenteelt) vinden de onderzoekers 4 een 50% hoger percentage rand bij de hoge lichtintensiteit. De droge stof-gehalten waren gelijk. Het calciumgehalte in de beschaduwde planten was hoger. In de niet beschaduwde planten was het gehalte polyphenol-chlorogenic-acid hoger. Van belang is ook de vochtvoorziening. Het is goed mogelijk dat voor de beschaduwde planten meer bodemvocht ter beschikking was, zodat die planten ook meer calcium konden opnemen. Mogelijk is ook de relatieve groeisnelheid van belang, zie 2, 6.

2.5. Rand en de relatieve groeisnelheid.

De auteurs 6 vinden dat het optreden van rand in sla gecorreleerd is met de relatieve groeisnelheid. Hun theorie is dat alle factoren die als oorzaak voor het optreden van rand genoemd worden, werken via de relatieve groeisnelheid. Deze factoren zijn:

- natte en droge grond, wisselend waterpeil
- hoge en lage luchtvochtigheid
- snelle transpiratie
- hoog bemestingsniveau, verzouting van de bodem
- hoge lichtintensiteit, hoog CO_2 -gehalte

In het eerste hoofdstuk is al genoemd dat er 4 soorten rand te onderscheiden zijn. Deze hoeven niet noodzakelijkerwijs dezelfde oorzaak te hebben. In buitenteelten is het verschil tussen de soorten rand vaak moeilijk waar te nemen. Dit kan de tegengestelde oorzaken voor het ontstaan van rand verklaren. De auteurs 6 hebben aanwijzingen gevonden dat chemische behandelingen die de groeisnelheid verlagen ook rand tegen gaan. Ook vinden ze dat behandelingen die de RGR vergroten (extra CO_2 , hoog N-niveau) rand bevorderen.

Rand wordt geassocieerd met een tekort aan calcium.

Meestal resulteert een tekort aan een element in een groeiremming, terwijl rand juist optreedt in periodes met sterke groei. Calcium tekort ontstaat juist in de rand van niet sterk verdampende bladeren waar het niet voldoende aangevoerd wordt.

De auteurs vinden in experimenten bij hoge relatieve groeisnelheid

(hoge temperatuur, lichtintensiteit) het eerste rand. Ze vinden een duidelijk verband tussen de relatieve groeisnelheid en het moment waarop 50% van het aantal planten rand heeft.

In veldexperimenten is deze theorie moeilijk te toetsen. Waarom rand gecorreleerd is aan de relatieve groeisnelheid is nog speculatie. Bij een hoog assimilatie-niveau, bij snelle groei is de vraag naar voedingselementen door de plant groot. Het is bekend dat de calcium-mobiliteit in de plant gering is, het is daarom waarschijnlijk dat er calciumtekort in het spel is. Dat is waarschijnlijker dan dat andere factoren, aanleg xyleemvaten cuticula ontwikkeling of de verdeling van de huidmondjes als oorzaak voor het optreden van rand aangemerkt kunnen worden. Dat calciumtekort een rol speelt wordt bevestigd door de ervaringen van 14 dat bespuitingen met calciumzouten rand onderdrukken. Rand is echter niet een calciumtekort zonder meer want ook bij voldoende calciumaanbod in de voedingsoplossing is het mogelijk dat rand ontstaat. Zoals al eerder is beschreven is transport en verdeling van calcium in de plant uitermate belangrijk. De factoren die hierop invloed uitoefenen beïnvloeden ook de relatieve groeisnelheid.

3. Fysiologie van de randafwijking.

3.1. Ca-immobilisatie.

De auteurs 14 vinden dat bij bespuiting van het blad met calciumzouten rand afneemt. In het blad van sla neemt dan zowel het oplosbaar als het onoplosbaar calciumgehalte toe. In de basale bladeren neemt het gehalte aan Ca 5 à 9x meer toe na bespuiting dan in de hartbladeren. De verhouding onoplosbaar: oplosbaar Ca is altijd groter of gelijk aan 1, en is in het binnenblad het hoogst. De auteurs 14 doen de suggestie dat calcium snel geïmmobiliseerd wordt bij de vorming van nieuwe weefsels. In een periode van snelle groei neemt de vraag naar oplosbaar calcium toe. Maar ook wordt de immobilisatie van het ter beschikking staande calcium versneld doordat er meer organische zuren uit de respiratie vrijkomen. Deze zuren kunnen dan met calcium onoplosbare zouten vormen. De auteurs 14 vinden dat rand ten gevolge van calcium-immobilisatie meer toeneemt bij bespuiting met oxalaat > citraat > acetaat. Andere onderzoekers hebben volgens 14 gevonden dat het nog niet rijpe blad bij sla de hoogste respiratie heeft, dat is nu net het blad dat het meest gevoelig is voor rand.

De waarnemingen dat bij hoge lichtintensiteit meer rand voorkomt zijn ook met deze veronderstelling in overeenstemming. Bij hoge lichtintensiteit is de bladgroei sneller en de calciumbehoefte groter. Ook komen er meer respiratieproducten vrij die calcium kunnen immobiliseren.

Tibbits (15) vindt bij een hoog CO₂-niveau (2000 ppm) in plaats van 300 ppm bij 48 uur licht een snelle accumulatie van radioactief gemerkt CO₂ in het melksap. Deze omstandigheden werkten ook sterk groei bevorderend. Hij suggereert dat de snelle accumulatie en assimilatie van metabolische producten rand bevordert door toename van de hoeveelheid melksap in de melksapvaten. Waarschijnlijk heeft dit betrekking op stippelrand.

3.2. Rand en de stikstofhuishouding.

De auteurs 1 zoeken een fysiologische verklaring voor het optreden van rand in een verstoorde stikstofhuishouding. Ze tonen aan dat in sla-planten met rand een duidelijk hoger N-totaal gehalte aanwezig is dan in planten zonder randverschijnselen.

Evenals 10 vinden ze dat rand gemakkelijk te induceren is bij een hoog N- en een laag Ca-niveau.

In de planten met rand vindt accumulatie plaats van vrije aminozuren, vooral aspartine, glutaminezuren en amiden tot 30% van het totaal-N-gehalte. In een proef waarin laag (6 mM) en hoog (24 mM) NO_3^- (als KNO_3) gehalte in de voedingsoplossing vergeleken werden met 3 calciumniveaus (0, 5 en 20 mM als CaCl_2), bleek dat het calciumgehalte niet door het N-niveau beïnvloed wordt. De gehalten aan NO_3^- , vrije aminozuren, totaal-N en proteïnen werden niet of nauwelijks door het calciumgehalte in de voedingsoplossing beïnvloed.

Wel zijn deze gehalten het hoogst bij het hoge N-niveau in de voedingsoplossing. Duidelijk is de toename in het calciumgehalte in de plant als dat gehalte in de voedingsoplossing toeneemt. Rand kwam voor bij planten op 0 Ca, de planten die in de voedingsoplossing calcium ontvingen, vertoonden geen rand. In een proef waarin het effect van magnesium en van calcium vergeleken werd, werd gevonden dat planten die geen calcium ontvingen rand vertoonden.

Toedienen van veel Mg, (20mM/l) verergerde het optreden van rand (0, 5 en 20 mM Ca als CaCl_2 ; 0,5 en 20 mM Mg als MgSO_4). Totaal-N, NO_3^- en het gehalte vrije aminozuren in de planten met rand was hoger dan in de planten zonder rand. In een proef bij verschillende lichtintensiteiten kwam weer het ernstigst rand voor bij de planten op 0 Ca. Er trad geen rand op als er calcium in de voedingsoplossing aanwezig was. (0, 5 en 20 mM Ca/l als CaCl_2 ; 0, 10 mM Mg/l als MgSO_4 ; 6, 18 mM NO_3^- /l als KNO_3). Magnesium verergerd het optreden van rand bij hoge en lage lichtintensiteit bij afwezigheid van Ca, hetzelfde geldt voor hoog en laag N-niveau. Bij aanwezigheid van calcium 5 mM/l neemt het gehalte aan aminozuren af ten opzichte van 0 calcium.

Het duidelijkst is dit effect bij hoog ten opzichte van laag N-niveau. Bij hoog N-niveau in de voedingsoplossing neemt het gehalte totaal-N in de plant af, gaande van 0 naar 5 mM Ca/l in de voedingsoplossing. Uit deze proeven valt te concluderen dat het optreden van rand vooral beïnvloed wordt door het al dan niet aanwezig zijn van calcium in de voedingsoplossing. Factoren die een sterke groei bevorderen (licht, en N-gehalte van de voedingsoplossing) of de aanwezigheid van magnesium kunnen het optreden van rand vervroegen of versterken.

In planten met rand is de stikstofhuishouding waarschijnlijk verstoord. De proteïne-synthese is beperkt maar de hydrolyse van proteïne gaat versneld door, dat resulteert in accumulatie van vrije aminozuren. Mogelijk is dat de factor die rand veroorzaakt.

3.3. Rand en groeiregulatoren.

De auteurs 4 hebben een verband tussen het polyphenol-chlorogenic-acid (CGA) IAA en rand gevonden. Ze namen waar dat randgevoelige sla een hoger gehalte CGA heeft. CGA verhindert de IAA-oxidase waardoor een hoog endogeen auxine-niveau ontstaat. Mogelijk is dat een factor die rand veroorzaakt. Onafhankelijk van het groeistadium bestaat er een verband tussen het CGA-gehalte en de ernst van de randverschijnselen bij rijping. Er bleek dat omgevingsfactoren (onder andere hoge bodemvochtspanning, hoge lichtintensiteit, lange dagen) die het ontstaan van rand en andere fysiogene afwijkingen beïnvloeden ook het CGA-gehalte van enkele planten verhogen. Ook vinden ze dat in beschaduwde planten het CGA-gehalte lager is dan in niet beschaduwde planten.

Samenvatting.

Rand is een fysiogene afwijking. Er zijn 4 vormen te onderscheiden:

1. droogrand
2. gewoon rand
3. nerfrand
4. stippelrand

Gewoon rand wordt geassocieerd met calciumgebrek. In het algemeen zijn het factoren die sterk groei bevorderend werken die samengaan met het optreden van rand.

Functies en voorkomen en transport van calcium in de plant.

Calcium heeft vooral invloed op de membranen. Het beïnvloedt de membraan-permeabiliteit en het transport van ionen door de membranen. Mg^{2+} , K^+ en H^+ kunnen Ca^{2+} -ionen van het membraan verdringen, en zo de permeabiliteit vergroten. Onder zoute omstandigheden is de calciumbehoefte dan ook groot in verband met de ionenselectie bij de opname. In de celwand is calcium van belang voor de structuur en de stevigheid. De calciumopname vindt waarschijnlijk passief plaats. Mg^{2+} , K^+ en NH_4^+ kunnen de calciumopname remmen. NO_3^- en PO_4^{3-} kunnen de calciumopname bevorderen. Andere mogelijkheden om de calciumopname te beïnvloeden zijn:

- 1^e wortelgroei en de aanvoer van assimilaten naar de wortels
- 2^e hormoonwerking, ABA (abscisinezuur) vermindert de waterweerstand van de wortel, gunstig voor de calciumopname. Cytokinine vergroot deze weerstand.

Calciumtransport vindt alleen in opwaartse richting plaats, voornamelijk via het xyleem. Calciumtransport in het xyleem geschiedt door uitwisseling met negatief geladen plaatsen als de calcium of magnesiumconcentratie hoog genoeg is. Bij aanwezigheid van chelaten, appel- of citroenzuren vormen deze een neutraal of negatief geladen complex met calciumionen waardoor het transport door het xyleem vergemakkelijkt wordt. Calciumtransport in de plant houdt nauw verband met watertransport. Calciumtekort treedt altijd op in organen die weinig transpireren, vruchten, binnenblad van een krop.

In deze weinig transpirerende plantdelen komt met de transpiratiestroom te weinig calcium aan. Van belang is dan de aanvoer van calcium met de worteldrukstroom, een proces dat vooral 's nachts optreedt. Dit proces wordt bevoerd door een hoge luchtvochtigheid bij voldoende waterpotentiaal 's nachts en droge dagen, 4 en 5 vinden echter dat er geen correlatie bestaat tussen het calciumgehalte in de rand van het blad, de worteldruk en het optreden van rand bij sla. De auteurs 3 vinden wel zo'n verband bij aardbei.

Bij een hoge bemesting, stikstof, kalium en magnesium treedt meer rand op en neemt het calciumgehalte in de plant af. Het stikstofgehalte is in de planten met rand hoger (sla), vooral het gehalte aan vrije aminozuren. Bij toenemen van de zoutconcentratie in de bodemoplossing neemt het optreden van rand toe. Bij erg hoge concentraties neemt het weer af, dat komt waarschijnlijk omdat de relatieve groeisnelheid dan erg laag is geworden.

Toediening van verschillende zouten heeft een verschillend effect op het voorkomen van rand bij sla. $CaCl_2$ onderdrukt het optreden van rand, KCl is niet schadelijk terwijl $NaHCO_3$ en $MgCl_2$ het optreden van rand verergeren. De invloed van de lichtintensiteit op het voorkomen van rand loopt waarschijnlijk via de vochtvoorziening en/of de relatieve groeisnelheid.

Literatuurlijst.

1. Ashkar, S.A.; S.K. Ries. Lettuce tipburn as related to nutrient imbalance and nitrogen composition. J. Am. Soc. Hort. Sci. (96) 1972, p. 448-452.
2. Bangerth, F. Calcium related physiological disorders of plants. Ann. Rev. Phytopathol. (17) 1979, p. 97-122.
3. Bradfield, E.G.; C.G. Guttridge. The dependence of calcium transport and leaf tipburn in strawberry on relative humidity and nutrient solution concentration. Ann. Bot. (43) 1979, p. 363-372.
4. Collier, G.F.; Valerie C. Huntington. Physiological disorders. Physiological aspects of lettuce tipburn. Annual report 1977, Nat. Veg. Res. Stn., 1978, p. 37-38.
5. Collier, G.F.; Valerie C. Huntington; D.C.E. Wurr. Physiological disorders. Annual report (30) 1979, 1980 p. 110-111. Nat. Veg. Res. Stn.
6. Cox, E.F.; J.M.T. McKee; A.S. Dearman. The effect of growth rate on tipburn occurrence in lettuce. J. Hort. Sci. (51) 1976, p. 297-309.
7. Cox, E.F.; A.S. Dearman. Tipburn in lettuce. Annual report 1977, Nat. Veg. Res. Stn., 1978, p. 57-58.
8. Hoeven, M.H.H. van der; A.J. Vijverberg. Literatuuronderzoek over rand bij sla. Informatiereeks no. 3, Proefstation voor de groenten en fruitteelt onder glas, 1970 18 p.
9. Isermann, K. Der Einfluss von Adsorptionsvorgänge im xylem auf die calciumverteilung in der höheren Pflanze. Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde (126)-3, 1970, p. 191-203.
10. Leh, H.O., Untersuchungen über die Blattrandbräune bei Kopfsalat unter besondere Berücksichtigung der Nährstoffaufnahme. Nachrichtenblatt Deutsch. Pflanzenschutz. (22) 1970, p. 86-89.
11. Sonneveld, C.; J. van den Ende. De invloed van zout gietwater bij de slateelt onder glas. Tuinbouwmededelingen (32) 1969, p. 139-148.
12. Sonneveld, C.; J. van den Ende. The effect of some salts on headweight and tipburn of lettuce and on fruit production and blossomendrot of tomatoes. Neth. J. of agric. Sci. (23) 1975, p. 191 - 201.
13. Termohlen, G.P.; A.P. van der Hoeven. Tipburn symptoms in lettuce, Acta Hort. (54) 1966, p. 105-108.
14. Thibodeau, P.O.; P.L. Minotti. The influence of calcium on the development of lettuce tipburn. J. Am. Soc. Hort. Sci. (94) 1969, p. 372-376
15. Tibbits, T.W. Relative humidity and carbondioxide effects on lettuce and cabbagetipburn. Proc. of the XIX Int. Hort. Congress, 1974 p.119.
16. Tibbits, T.W.; B.E. Struckmeyer; R. Rama Rao. Tipburn of lettuce as related to the release of latex. Proc. of Am. Soc. for Hort. Sci. (86) 1965, p. 462-467.

17. Wiebe, H.J.; H.P. Schätzler; W. Kühn. On the movement and distribution of calcium in white cabbage in dependence of the water-status. Plant and Soil (48) 1977, p. 409-416.
18. Geraldson, C.M. Factors affecting calcium nutrition of celery, tomato and pepper. Proc. Soil. Sci. Soc. Am. (21) 1957, p. 621-625.
19. Bernstein, L. Osmotic adjustment of plants to saline media. I Steady state. Am. J. Bot. (48) 1961.
Bernstein, L. Osmotic adjustment of plants to saline media. II Dynamic phase. Am. J. Bot. (50) p. 360-370.
20. College dictaat bodemvruchtbaarheid, Landbouwhogeschool, 1976.